

ОБ ЭНТОМОФТОРОВЫХ ГРИБАХ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ
НА КРОВОСОСУЩИХ МОШКАХ

И. А. Рубцов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Нежелательные последствия широкого применения инсектицидов стимулируют интерес к биологическим агентам контроля численности вредных насекомых. Среди многочисленных естественных врагов кровососущих мошек энтомофторовые грибы выделяются возможностями их лабораторного культивирования. Они легко размножаются на искусственных средах и были использованы в опытах биологической борьбы с некоторыми вредными насекомыми.

Сведения об энтомофторовых грибах на кровососущих мошках очень скудны. Насколько автору известно, эти патогенные паразиты у мошек никем, никогда и нигде не изучались. В литературе имеется несколько коротких указаний на существование энтомофторовых заболеваний у мошек. Эти указания сведены Дженкинсом (Jenkins, 1964). *Entomophthora culicis* отмечена в Северной Америке на *Simulium molestum* и *S. venustum* Say. *E. curvispora*, в Европе на *S. (=Eus.) latipes* Mg. и, наконец, *E. gloeospora* на *Simulium* sp. (Lacou, 1919). В недавно опубликованной сводке по энтомофторовым грибам Густавсона (Gustafsson, 1965) имеется также лишь лаконичное указание на факт паразитирования *E. culicis* (Braun) Fresenius на *Simulium* sp. в Европе. Этим ограничиваются известные автору литературные данные.

По личному 30-летнему опыту автора энтомофторовые грибы на мошках встречаются в разных районах Союза ССР: в Восточной Сибири, Средней Азии, в Ленинградской обл. — везде, где произведены специальные наблюдения.

Энтомофторовые грибы, как правило, поражают взрослых насекомых. Возможность обнаружения энтомофтороза у мошек в природе затрудняется их рассеянием после выплода на значительной площади. При этом надо учитывать, что у мошек, особенно в европейской части СССР, весьма обычна факультативность кровососания. Потребность кровососания меняется из года в год, и всегда лишь часть популяции, иногда очень незначительная, нападает для кровососания. В этих случаях обнаружение мошек в природе, не только больных, но и здоровых, крайне затруднено. Этим отчасти объясняется скудость сведений об энтомофторозах у данных насекомых. В 1965—1966 гг. нами были осуществлены специальные наблюдения в этом направлении. Наблюдения велись в Лужском районе Ленинградской обл. Многочисленные текущие водоемы Лужского района (реки Луга, Оредеж, Вревка, Ропотка, Обла, Быстрянка и др.) отличаются исключительно благоприятными условиями для массового развития в них мошек. Обилие водной растительности, служащей местами поселения для личинок и куколок, обнаженность берегов, благоприятствующая развитию богатой микрофлоры, которой питаются личинки, относительно устойчи-

вый гидрологический режим перечисленных рек, вытекающих из озер (Вревка, Ропотка, Обла, Быстрянка) или из запруд (Оредеж, частично Обла и Быстрянка), быстрое течение и ряд других условий способствуют здесь ежегодному массовому развитию и выплоду мошек. Доминантными видами являются красноголовая (*Boophthora erythrocephala* De Geer), короткощупиковая (*Simulium morsitans* Edw.), украшенная (*Odagmia ornata* Mg.) и тундровая (*Schönbaueria pussilla* Fries) мошки. Численность этих видов за 7 лет проводившихся здесь наблюдений (1959—1966 гг.) в местах выплода была устойчивой (за некоторыми исключениями, которых коснемся ниже) и очень высокой: в среднем 1—10 на 1 см² заселяемого субстрата. Такие оптимальные местообитания составляют 10—30% всей обследованной протяженности вышеперечисленных водоемов. Расход воды в них колеблется от 1.5 (Обла) до 10—20 м³/сек. (Луга). На личинках мошек здесь развивается богатая фауна паразитов: прежде всего мермисы, микроспоридии, гриб *Coelomycidium simulii*. Однако паразиты личинок лишь в отдельных редких случаях заметно подавляют популяции (Рубцов, 1963). Окуклывается свыше 50% личинок, а гибель куколок до выплода взрослых незначительна. Таким образом, из года в год в водоемах Лужского района выплывает громадное количество мошек. Несмотря на это, мошки как кровососы в Лужском районе ощущаются лишь локально, что объясняется исключительно благоприятными условиями развития преимагинальных стадий, благодаря чему личинки накапливают достаточное количество жиробелковых резервов, исключающих необходимость дополнительного питания взрослых кровью (Рубцов, 1956, 1960, 1963). Перечисленные виды мошек, известные в разных районах европейской части СССР и в Западной Европе как злостные кровососы, в Лужском районе Ленинградской обл. развивают половые продукты без дополнительного питания кровью. Устойчивая высокая численность мошек здесь обеспечивает обилие их естественных врагов и облегчает их исследование.

Пораженные энтомофторовыми грибами особи, по крайней мере половозрелые самки, не утрачивают инстинкта откладки яиц. Они летят к точкам совместных яйцекладок. Откладка яиц происходит обычно на урезе воды, на листьях плавающих растений. Здесь на яйцекладках пораженные мошки погибают, иногда отложив лишь часть яиц, а иногда и вовсе не отложив их. Большинство погибших от энтомофтороза мошек было обнаружено нами на яйцекладках. Увеличенные в размерах благодаря разрастанию мицелия и серовато-белые особенно на темном фоне субстрата яйцекладок, они хорошо видны на расстоянии нескольких метров. Погибшие насекомые относительно прочно прикреплены ризоидами энтомофторового гриба среди яйцекладок или рядом с ними к субстрату. При временном погружении листа в воду погибшее насекомое не смывается при скорости течения около 0.5—0.8 м/сек.

Исследование погибших от энтомофтороза особей показало, что в Лужском районе мошек поражают 2 вида энтомофторовых грибов: *E. curvispora* Nowakowski, 1883 и *E. ovispora* Nowakowski. Внешний вид пораженного насекомого, развитие болезни, поражаемые ткани этих видов грибов различны. Заболевание красноголовой мошки (*Boophthora erythrocephala* De Geer), пораженной *E. curvispora*, изображено на рис. 1. Грудь, голова с ее придатками, ноги и крылья заметно не изменяют своих размеров и окраски. Лишь в шейной области через утонченную кутикулу наружу проникают конидиеносцы. Брюшко в отличие от груди сильно раздуто, его линейные размеры увеличены минимально в 2 раза. Все брюшко, за исключением тергитов, пропитано и покрыто серовато-белыми нитями конидиеносцев и изредка цистидий. Такое увеличение брюшка связано с тем, что гриб поражает внутри брюшка все ткани, за исключением хитиновой оболочки тела, трахей и зрелых яиц. Погибшее насекомое прочно прикреплено к субстрату ризоидами.

Различные стадии гриба, видимые под микроскопом, представлены на рис. 1, Б. На предпоследней стадии развития гриба в мертвом насекомом наиболее обычными компонентами паразита являются гифовые тела,

конидиеносцы, цистидии, изредка конидии. Внутри тела насекомого преобладают гифы, образующие мицелий. Если такое недавно погибшее насекомое поместить на предметное стекло во влажной камере на несколько часов, то происходит интенсивное образование и отбрасывание конидий на расстояние до 1—2 см вокруг. Оставленное на ночь предметное стекло покрывается сплошным слоем конидий, заметных в виде легкого налета невооруженным глазом. Конидии овально удлиненные, обычно слегка приостренные к одному концу, размером чаще всего от $40\text{--}42 \times 10$ до

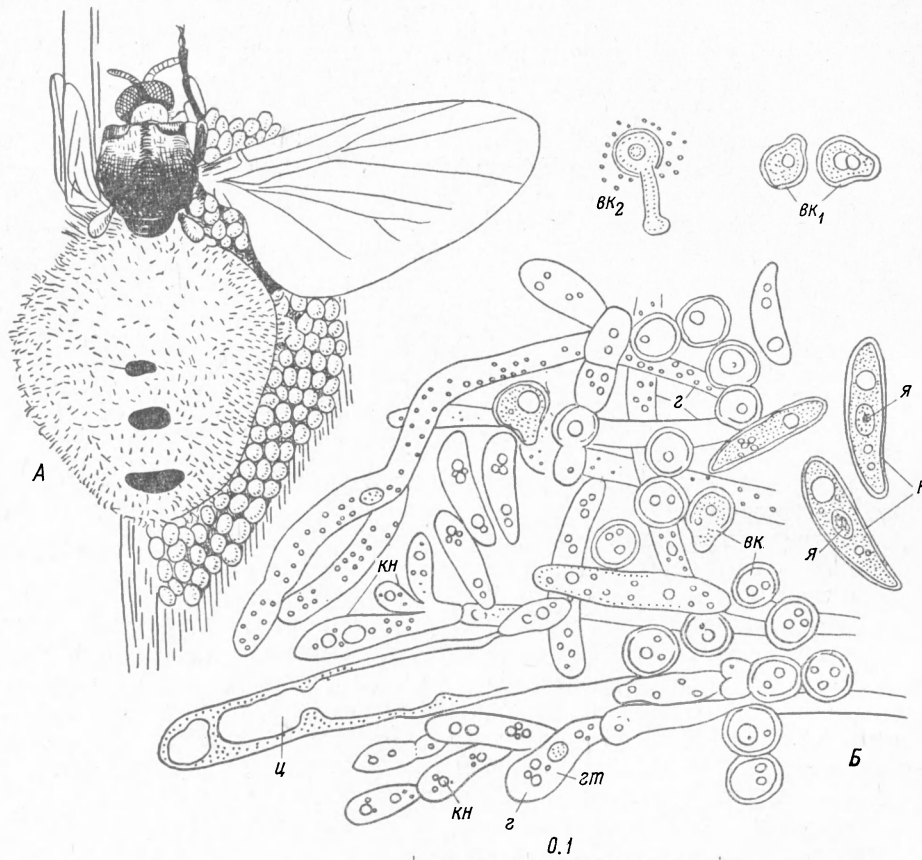


Рис. 1. *Entomophthora curvispora* Nowakowski.

А — общий вид пораженного насекомого (*Boopthora erythrocephala* De Geer) на яйцекладке; Б — различные стадии развития гриба. вк — вторичные конидии; вк₁ — вторичные конидии вскоре после их образования; вк₂ — вторичные конидии, выбросившие протоплазматический вырост; г — гифы; гт — гифовые тела; к — конидии; кн — конидиеносцы; ц — цистидии; я — ядро.

$53\text{--}55 \times 11\text{--}12$ мк. Отдельные конидии бывают и мельче — 30×9 мк, иногда не приострены к концу. 1—2 крупные вакуоли и 4—5 мелких располагаются не посередине конидии, а ближе к ее концам. После окраски можно видеть округлое или продолговатое центрально расположенное ядро. По сравнению с формой, описываемой Густавсоном (Gustafsson, 1965), конидии нашей формы несколько крупнее. Размеры конидий, по Густавсону, на шведском материале колеблются в пределах $23\text{--}40 \times 7\text{--}12$ мк, составляя в среднем 30×9 мк. Через 6—12 час. после появления первичных конидий во влажной атмосфере образуются вторичные. Они мельче, имеют иную, коротко грушевидную или шаровидную форму (по Густавсону, 1965 и нашим наблюдениям). Вторичные конидии обычно возникают по периферии слоя, т. е. из наиболее далеко отброшенных конидий. Через 12—24 часа вторичные конидии выбрасывают протоплазматический тяж и погибают. Первичные конидии во влажной атмосфере обладают способностью выбрасывать вторичные — в течение 2—3 пер-

вых дней. Однако большинство их не выбрасывает вторичных конидий и сохраняют жизнеспособность в течение недели и более. Образования покоящихся спор нам не удалось наблюдать. По данным Густавсона (Gustafsson, 1965) *E. curvispora* способна образовывать покоящиеся споры в течение 4 первых дней. В Швеции этот вид энтомофторовых грибов вышеприведенным автором обнаруживался в августе и начале сентября исключительно на мелких двукрылых во влажном лесу, иногда вдоль ручьев.

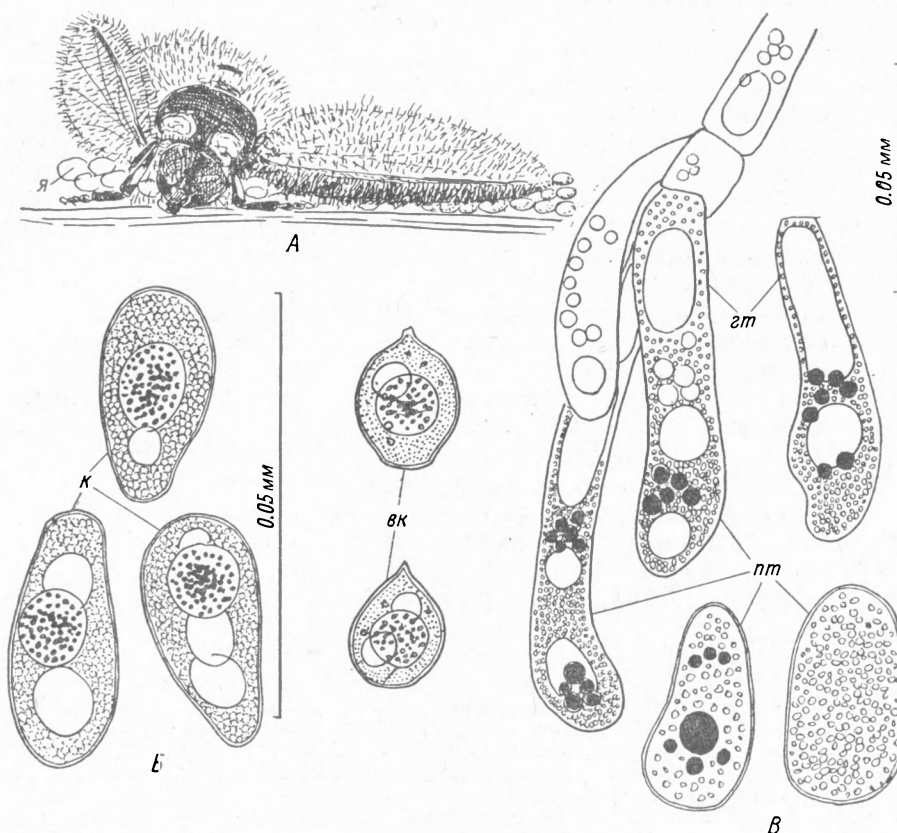


Рис. 2. *Entomophthora ovispora* Nowakowski.

А — общий вид пораженного насекомого (*♀ Boophthora erythrocephala* De Geer); Б — конидии первичные (κ) и вторичные ($\epsilon\kappa$); В — гифовые (gm) и плодовые тела (nm).

Родового названия двукрылых автор не приводит. Очень близкая форма, по мнению Густавсона (Gustafsson, 1965 : 158), вероятно, этот же вид, был обнаружен в Северной Америке на мелких комариках и других двукрылых. В Швеции относительно редок и обнаружен преимущественно на южных окраинах страны.

Второй вид энтомофторовых грибов — *E. ovispora* обнаружен нами на короткошупиковой мошке (*Simulium morsitans* Edw.), также на погибших самках среди яйцекладок. Внешняя картина поражения отличается от *E. curvispora* (рис. 2, А). Все тело, пронизанное мицелием, увеличено в размерах, хотя увеличение брюшка против нормы выражено сильнее. Наиболее резкое отличие выражается в том, что гифы проникают и в крылья, разрастаясь, раздувают их. Многочисленные конидиеносцы образуются на крыльях так же как и на брюшке. Гифовые тела (рис. 2, В) обычно слегка расширены дистально, характеризуются наличием 2—3 крупных вакуолей и большим числом мелких жировых капель. Конидии (рис. 2, Б) вытянутой яйцевидной формы, размером $25\text{--}28 \times 13\text{--}11$ мк. Примерно такие же размеры ($22\text{--}28 \times 14$ мк) приводятся Новиковским (Nowakowski, 1883), описавшим вид. По Густавсону (Gustafsson, 1965), размеры конидий шведской формы мельче (среднее —

22×11 мк). Конидия имеет 1—2—3 крупных вакуоли и центрально расположенное крупное ядро (9×10 мк). Характерны для этого вида крупные цистидии. Как и у предыдущего вида, первичные конидии в течение первых же суток образуют вторичные, короткояйцевидные, размерами 10—12×14—16 мк (рис. 2, Б). Покоящиеся споры не наблюдались. Густавсон (Gustafsson, 1965) наблюдал развитие этого гриба в Швеции в августе на мелких двукрылых (род не указывается) в сыром лесу, иногда вдоль ручьев; насекомые погибали на гнилой древесине, около ручья, на берегу пруда.

Оба вида энтомофторовых грибов были изолированы рядом авторов, среди них Густавсоном, и культивировались на искусственных средах. Оптимальные для развития температуры лежат около 20°. Лучше всего оба гриба развиваются на агаре [мальтозный агар сабура (Difco)]. *E. ovispora* первые 4 дня развивается медленно, с 5-го дня его рост ускоряется и через 15 дней размер культуры достигает около 30 мм в диаметре. *E. curvispora* растет с первого же дня быстрее и достигает тех же размеров через 10 дней. У обоих видов на 1—2-й день наблюдалось хорошее и обильное спорообразование на различных агаровых средах (с декстрозой, мальтозой, на картофельной и кокосовой, с пептоном и др.). Из источников азота, по опытным данным Густавсона (Gustafsson, 1965), наиболее благоприятны для роста обоих видов аспарагин и пептон. Из углеводов — гликоген и крахмал. Культивирование обоих видов, по Густавсону, не представляет особых трудностей. Развитие этих энтомофторовых грибов возможно, по его опытным данным, и на иных, более дешевых и доступных средах. По его мнению, эти энтомопатогенные грибы перспективны для использования в биологических методах борьбы. Наиболее актуальными ближайшими задачами исследования являются выяснение процесса инфицирования насекомых и условий, благоприятствующих возникновению и развитию инфекции на различных видах насекомых, в том числе и на полезных.

Л и т е р а т у р а

- Р у б ц о в И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР, Л., VI (6) : 1—860.
 Р у б ц о в И. А. 1960. Гонотрофический цикл у растительноядных видов мошек (Diptera, Simuliidae). Энтомол. обозр., 39 (3) : 556—573.
 Р у б ц о в И. А. 1963. О мермисах, паразитирующих в мошках. Зоол. журн., 42 (12) : 1768—1784.
 G u s t a f s s o n M. 1965. On species of the Genus Entomophthora Fres. in Sweden. I. Classification and Distribution. Lantbruks. Ann., 31 : 103—212; II. Cultivation and Physiolo-Lantbruks. Ann., 31 : 405—451.
 J e n k i n s W. 1964. Pathogens, Parasites and Predators of Medically important Arthropods. Suppl. to vol. 30 of the Bull. WHO, Geneve : 1—152.
 L a s o n G. 1919. Die Insektenfeinde aus der Familie Entomophthoreen. Z. angew. Ent., 5 : 161—216.
 N o w a k o w s k i L. 1883. Entomophthoreae, etc. Pamiętnik Akad. Umiejętności Krakowie, 8 : 153—183.

ON ENTOMOPHTHOUS FUNGI PARASITIZING ON BLOODSUCKING BLACK-FLIES

I. A. Rubtzov

S U M M A R Y

Entomophthorous fungi are widely distributed in black-flies and are recorded all over the world. In the Luga region of the Leningrad district two species of entomophthorous fungi were found on adults *Boophthora erythrocephala* De Geer: *Entomophthora curvispora* Nowakowski and *Entomophthora ovispora* Nowakowski. Species of parasites well differ in their shape, size and the structure of conidium. The first species does not infest mature eggs and does not form mycellium on wings, the second species infest all internal tissues and wings. Females infested with entomophthorous fungi fly to the places of collective egg-clutches and perish on clutches laid by sound females. Perished insects fixed with rhizoids of fungi remain here till the development of parasite is accomplished. The description of various stages of the parasite's development and the process of formation of primary and secondary conidiums is given. The formation of spores was not observed.